

## Capítulo 6

# Introducción a la ecología de las hormigas

*M. Kaspari*

Como lo sugieren otras partes de este libro, las hormigas son un grupo que ofrece mucho a aquellos interesados en monitoreos a largo plazo, inventarios y ecología básica. Este capítulo tiene dos propósitos. El primero es presentar al lector aspectos ecológicos claves en hormigas. Parte de los usuarios de este capítulo no estarán familiarizados con hormigas, pero estarán interesados en usarlas en estudios de monitoreo y biodiversidad. Esta es una revisión no exhaustiva con sus propios puntos de vista. Otros puntos de vista pueden encontrarse en Sudd y Franks (1987), Hölldobler y Wilson (1990), Andersen (1991) y Agosti *et al.* (2000). Muchos tópicos en ecología de hormigas (como grupos funcionales, patrones de composición de especies, dinámica e interacciones) se tocan aquí brevemente pero pueden encontrarse en otras partes de este libro o el manual editado por Agosti *et al.* (2000). El segundo propósito de este capítulo es mostrar varios enigmas básicos por resolverse como un reto para potenciales mirmecólogos.

Este capítulo se organiza alrededor de cinco tópicos: vida de la colonia, el nicho de la hormiga, qué regula las poblaciones de hormigas y preguntas abiertas sobre ecología de hormigas. Donde sea apropiado se hacen sugerencias sobre como aplicar esta historia natural para el diseño de un programa de monitoreo.

### Vida de la colonia

En un capítulo introductorio como éste, es inevitable glosar sobre las variaciones que disfrutaron los científicos estudiando este tema. Aquí se describe el comportamiento y composición de una colonia típica de hormigas, para después pasar a algunas de las interesantes variaciones a este tema.

Las hormigas son organismos eusociales, caracterizados por cuidado cooperativo de la cría, sobreposición de generaciones de obreras dentro de la colonia y el desarrollo de un avanzado sistema de castas (Wilson 1971). Castas son grupos de miembros especializados de la colonia que ejecutan diferentes funciones, grupos con sus correspondientes diferencias en forma. Por ejemplo, si usted va a cavar una colonia de hormigas en el suelo, probablemente va a ver centenas de *obreras* en ebullición. La casta obrera es la que realiza la mayoría de tareas en el nido, como recolección de alimento, asistencia a la cría, mantenimiento y defensa del nido. Si continúa cavando va a encontrar la cría: huevos, larvas y pupas en cámaras pequeñas y discretas. Todas las hormigas comienzan como huevos, crecen como larvas y se desarrollan como adultos pasando por la fase de pupa; estos estadios inmaduros son objeto de alimentación, limpieza y protección por parte de las obreras. Dependiendo de la época del año puede encontrar hormigas grandes y aladas, hembras y machos *alados* o sexuales. Los alados son la fase

reproductora de la colonia y tienen poco que hacer en la colonia mientras están a la espera de alejarse de ésta volando para aparearse. No obstante, como estos alados representan el futuro reproductor de la colonia, son objeto de una vigorosa protección. Eventualmente usted puede encontrarse con la cámara de la *reina* y a su ocupante, rodeada de obreras. La reina, que una vez fue una hembra alada en otra colonia de hormigas, es el centro en la vida de la colonia, frecuentemente la hormiga más grande, hinchada de huevos y grasas. El papel principal de la reina es poner huevos, esto es, ser la madre de todos los miembros de la colonia. Ningún otro de los miles de miembros de la colonia pone huevos.

Ha sido aparente desde hace tiempo que las obreras dentro de una colonia trabajan conjuntamente buscando alimento y defendiendo la colonia. Esta cooperación aparente y auto-sacrificio se tomó por largo tiempo como un ejemplo de virtud. Cómo trabajan las obreras conjuntamente y porqué éstas no se reproducen han sido temas de constante fascinación. Estos hechos incluso se tomaron como una potencial excepción a la teoría de evolución por selección natural propuesta por Darwin: los individuos no se comportan como egoístas, sino que parecen sacrificarse por el beneficio de la colonia.

Una solución a este paradigma vino del estudio del sistema genético de determinación del sexo característico en muchos insectos sociales: haplodiploidía (Hamilton 1964, 1972; Alexander 1974; Trivers y Hare 1976). Para entender cómo es esto, recordemos que en los humanos los sexos difieren genéticamente por los cromosomas sexuales. Las mujeres heredan dos cromosomas X de sus padres, los hombres heredan un cromosoma X de un padre y uno Y del otro.

El sexo en las hormigas se determina de una forma fundamentalmente diferente, pues no hay cromosomas del sexo. Reinas, hembras aladas y obreras tienen dos pares de cada cromosoma (esto es, son diploides), los machos sólo poseen uno de cada par y son haploides. Hembras y obreras reciben los dos complementos de cromosomas desde la fusión del óvulo y espermatozoide. Los machos se producen a partir de huevos no fertilizados.

Este sistema simple tiene consecuencias profundas para la cooperación dentro de la colonia. Las obreras, por ende, están muy relacionadas entre sí, compartiendo el 75% de sus genes. Las reinas, como las mujeres, comparten en prome-

dio sólo el 50% de sus genes con sus hijas. Estas también tienden a vivir más que sus crías en el ambiente aislado del nido. En esta situación, las obreras pueden hacer mucho más por sus genes ayudando a la reina a producir más obreras y reproductoras. La mejor forma de hacer esto es mantener a la reina y por ende a toda la colonia, viviendo y funcionando. Si la obrera se enfrasca en dicha conducta “desinteresada” como defender vigorosamente el nido o dejarse comer por otras, es esta realmente una conducta egoísta, dado que está mejorando las probabilidades de supervivencia de la colonia y, en consecuencia, de sus genes. Esta división de labor y organización social permite un alto grado de sofisticación de comportamiento. Y esto puede estar detrás de la sorprendente proporción de biomasa estimada para los insectos sociales en los ecosistemas del mundo.

Este bosquejo de vida de la colonia, aunque simple y de alguna forma típico, no tiene en cuenta la fascinante variación que se encuentra cuando hay obreras fértiles (Peeters 1991) o cuando hay muchas reinas ovipositoras en la misma colonia (Hölldobler y Wilson 1977). En ambos casos prosperan obreras “egoístas” y estos casos hacen parte de activa investigación en ecología de hormigas.

## El mundo de la hormiga – Vida de una colonia de organismos diminutos

Se ha dicho frecuentemente que la ecología y biología de la conservación sufren de un sesgo hacia los vertebrados (Wilson 1993). Los humanos escogen estudiar organismos que sientan el mundo tal como ellos, como pájaros y mamíferos. Las hormigas viven e interactúan en partes del medio que es en muchas formas extraño a los humanos. Un programa de monitoreo efectivo requiere de un entendimiento básico de esas diferencias para explotarlas en el diseño del proyecto.

Las hormigas son pequeñas, con un peso seco típicamente muy inferior a un gramo. El tamaño permite a las hormigas entrar a hendiduras y microambientes (p.e. entre partículas del suelo o en la corteza de los árboles [Kaspari y Weiser 1999]). Esto permite a las colonias de hormigas existir sobre recursos limitados y explotar la mayoría de los otros organismos del planeta, que también son pequeños.

Pero el tamaño pequeño tiene su costo. Los animales pequeños se calientan y secan más rápidamente (Hood y Tschinkel 1990; Kaspari 1993a). Las hormigas, como ectotermos, están limitadas para forrajear si no hace mucho calor ni mucho frío. Esto resulta en una “cubierta” de temperatura en la cual muchas hormigas buscan alimento en tem-

peraturas superiores a 10°C, cesando actividades por encima de los 40°C, con un promedio de temperatura de forrajeo de 30°C (Hölldobler y Wilson 1990). La baja humedad también puede limitar el forrajeo; el mejor tiempo para coleccionar hormigas en el desierto es después de las lluvias de verano (Schumacher y Whitford 1976). Pero aún la humedad es un arma de dos filos, dado que las gotas de lluvia son pegajosas e inmanejables para las hormigas y el agua puede borrar los rastros químicos.

Esta interacción con su ambiente químico introduce otra forma profunda en la cual las sociedades de hormigas difieren de las sociedades humanas. Las hormigas están llenas de glándulas que se abren al mundo externo, glándulas que poseen tres funciones principales. Primero, vivir en el suelo requiere una defensa contra hongos y bacterias patógenas; algunas glándulas producen secreciones que ayudan a mantener a la hormiga limpia y libre de enfermedades. Segundo, las hormigas son tan conspicuas en sus ambientes que tienen muchos enemigos. Las hormigas – como las abejas y avispa – frecuentemente se defienden con sus aguijones. La evolución ha modificado el aguijón de las hormigas en variadas formas para producir sustancias químicas defensivas que se inyectan, untan o expelen sobre enemigos y competidores potenciales.

Finalmente, algunas glándulas producen feromonas, permitiendo a las hormigas comunicarse en formas sofisticadas con otras en la colonia, con otras colonias y especies (Vander Meer y Alonso 1998). Por ejemplo, cada colonia posee un olor individual; reinas de hormigas usan feromonas para

controlar obreras; obreras usan feromonas para dejar rastros olorosos hacia recursos explotables o para marcar territorios. Otras feromonas se liberan para alertar a la colonia de peligros. En resumen, las sustancias químicas son la moneda principal en la comunicación entre hormigas.

## Ciclo de vida de la colonia

El ciclo de vida de la colonia se divide en tres fases: *fundación*, *crecimiento* y *reproducción*. Muchas colonias de hormigas se fundan cuando una reina recién apareada se aleja de su nido de origen en busca de un nuevo sitio. Muchos alados mueren durante esta fase, dado que son una atractiva fuente de alimento para varios depredadores (Whitcomb *et al.* 1973). Una vez encontrado un sitio de nidificación, la reina excava u ocupa una cavidad en una planta o el suelo, donde pone huevos. La reina convierte sus propias reservas en alimento para la primera nidada de obreras, bien sea como huevos tróficos o secreciones salivares.

Las colonias entran a la fase de crecimiento cuando la primera nidada de obreras entran en maduración. La labor de la reina se reduce entonces a poner huevos y al control feromonal de la colonia. Las obreras toman las tareas de cuidado de la cría, búsqueda de alimento, mantenimiento del nido y defensa. En esta fase, la colonia frecuentemente crece exponencialmente, pues todos los recursos se dirigen hacia la búsqueda de alimento y la crianza de nuevas obreras (Wilson 1971; Tschinkel 1993).

La extensión de la fase de crecimiento varía entre las especies y depende del clima; por ejemplo, el frío retarda el desarrollo de la cría. La fase de crecimiento cesa cuando la colonia ha crecido tanto que puede producir alados. Este umbral de tamaño de la colonia varía ampliamente dentro de las especies; algunas colonias alcanzan la madurez con 10 obreras, otras con 10.000, otras con 100.000. No es claro qué hay detrás de esta variación, aunque un patrón que emerge es que el promedio en tamaño de la colonia decrece a medida que nos acercamos al Ecuador (Kaspari y Vargo 1995) y cuando se pasa de ambientes menos productivos a más productivos (Kaspari, observación personal). Los factores determinantes de tamaño, tasas de crecimiento, tiempo de madurez y otras características de la vida en las hormigas se conocen muy poco (Tschinkel 1991).

La fase reproductora en el ciclo de vida de la colonia comienza cuando se le da mucha atención a los huevos no fertilizados (destinados a ser machos) y cuando algunos huevos fertilizados, mediante nutrición extra, se destinan para convertirse en hembras aladas (y en última instancia reinas de sus propias colonias). Como machos y hembras en general son más grandes que las obreras,

los recursos para su formación requieren usar parte de estos para formar obreras, por lo cual la colonia puede detener (o aún disminuir) su crecimiento. Los alados vuelan lejos del nido para buscar parejas de otros nidos. Los machos perecen después de la cópula. Las hembras buscan un sitio para nidificación, completándose así el ciclo de vida de la colonia. Los ciclos de la colonia están de alguna forma sincronizados en hábitats que muestran estacionalidad en temperatura y lluvias. Las salidas de los alados ocurren al comienzo o fin de la “estación benigna” (la época cálida en los climas templados, la época lluviosa en los trópicos). Las colonias producirán alados hasta tanto vivan las reinas, lo cual puede ser por décadas.

Esto concluye un bosquejo de una colonia “típica” de hormigas. Muchas especies de hormigas sólo poseen una reina por colonia y la colonia ocupa un único nido. En algunas hormigas, sin embargo, existen nidos con múltiples reinas en al menos una parte de su ciclo de vida. Este es un asunto de gran interés dado que complica las reglas de comportamiento por cercanía genética, como se señaló antes. Más aún, muchas de estas especies no nidifican en un solo sitio, sino en varias cámaras ligadas por largos túneles o caminos que pueden ser de varias decenas de metros.

Especies con múltiples reinas y múltiples nidos frecuentemente dominan los hábitats, gracias a su gran potencial de crecimiento y extensión espacial. Este es el caso para varias de las especies introducidas (*Linepithema humile*, *Pheidole megacephala*, *Solenopsis invicta*). La introducción de especies es un problema mundial y estas tres especies han causado impactos locales (Williams 1994; McGlynn 1999; Taber 2000; Capítulo 24). Estas hormigas pueden ser molestas para los humanos, cuidar pulgones y cochinillas en cultivos y jardines o pueden ser problemas médicos (como la hormiga de fuego). Las especies introducidas también azotan los ecosistemas que invaden. Aunque las especies nativas puedan realizar una serie de servicios a sus ecosistemas (como dispersión de semillas), esto no lo hacen las especies introducidas (Bond y Slingsby 1984). Liberadas de los factores que pueden estar limitando las especies nativas, las invasoras pueden sobreponerse e incluso extinguir las comunidades locales de hormigas y otros artrópodos (Porter y Savignano 1990), así como reducir las poblaciones silvestres (Allen *et al.* 1995).

## El nicho de las hormigas

El nicho ecológico de una especie describe el papel que desempeña ésta en el ecosistema. Describir el nicho típico de una hormiga es como describir una colonia típica de hormigas. La variedad de dietas, sitios de nidificación, rangos de vida y asociaciones de hormigas en un hábitat dado hace de estos insectos un grupo atractivo para monitoreos.

Sin embargo, se pueden hacer algunas observaciones generales. La mayoría de colonias de hormigas son relativamente sésiles, como mucho moviendo sus colonias cada dos semanas, o sin desplazamientos (Smallwood 1982). Las hormigas toman su energía de otros organismos, bien sean plantas (néctar, hojas, semillas) o animales, vivos o muertos. Desde un punto central, las colonias envían exploradoras hacia sus alrededores, reclutando rápidamente nuevas obreras a nuevas fuentes de alimento, o abandonándolas si surge una nueva necesidad. De esta forma las hormigas coleccionan y concentran recursos en el medio, siendo también así mismas recursos predecibles para quienes dependen de ellas. En muchas formas, las hormigas, decididamente, son “como plantas” (Andersen 1991).

Las especies de una comunidad pueden variar a lo largo de tres ejes de nichos de particular interés para quienes diseñan programas de monitoreo. Estos son de nidificación, de alimentación y temporal.

### El nicho del nido

Los nidos de hormigas toman variedad de formas. Si usted se desplaza a lo largo de un gradiente, desde un desierto cálido al bosque húmedo tropical, la variedad de sitios de nidificación para uso de las hormigas se incrementan dramáticamente. En los desiertos las hormigas tienden a nidificar en el suelo. Del suelo rara vez suben a la superficie, excepto para liberar alados (como en algunas *Acropyga* y en *Neivamyrmex*). Muchas de esas especies se conocen sólo de alados atrapados en trampas de luz. La diversidad e historia natural de estas especies permanecen prácticamente sin conocerse (Lévieux 1976, 1983).

Otras especies nidifican en el suelo pero emergen de entradas para hacer algo de forrajeo sobre éste. Esta es probablemente la imagen que más viene a la cabeza en las personas cuando se habla de hormigas, pero aún esta imagen simple tiene expresión en variadas formas. La entrada al nido puede ser un hueco discreto en el suelo. En desiertos fríos, particularmente la tundra, las colonias pueden encontrarse bajo las piedras, pues las piedras retienen el calor mejor que el suelo y las colonias toman ventajas de estos *hot spots* ambientales para calentar a sus crías (Brian y Brian 1951). En algunas praderas altas, casi cada piedra grande y plana aloja un nido de hormigas debajo. No es sorpresa entonces que la nidificación bajo piedras sea poco común en sitios donde la

temperatura del suelo sea más cálida (como desiertos y bosques tropicales, Brown 1973). En otros casos las hormigas llevan piedritas a la entrada del nido, frecuentemente formando un disco de grava alrededor de la misma.

Las hormigas nidifican en variedad de tipos de suelo, desde arcilla dura hasta marga o pura arena. Sin embargo mientras que un jardinero o botánico puede hablarnos mucho de cómo el pH, drenado y otras propiedades del suelo influyen una comunidad de hormigas, los ecólogos de hormigas pueden decir muy poco de ello. Por ejemplo, poco se sabe, dada la heterogeneidad del suelo y hojarasca de un sitio determinado, acerca del papel que estas diferencias puedan jugar sobre segregación de especies (aunque consúltese Johnson 1992).

Desplazándose desde desiertos hasta praderas y sabanas, vemos que muchas hormigas aún nidifican en el suelo. Sin embargo, en praderas densas las colonias pueden vivir en una perpetua sombra. Entonces la solución de algunas especies es la creación de un disco de suelo despejado alrededor de la entrada del nido. Otra solución, observada particularmente en el hemisferio norte, es la de hacer grandes montículos de paja que pueden alzarse varios centímetros sobre el herbaje que rodea la colonia. En los bosques, los tocones pueden ser *hot spots* para colonias de hormigas. En ambos casos, para salir o evitar la sombra, estos nidos prolongan la exposición de sus habitantes al sol.

Al entrar a los bosques, nos encontramos con un suelo cubierto de capas de desechos de los árboles, hojas, ramas y frutas. En los bosques leñosos muy secos siguen predominando las especies que nidifican en el suelo. A medida que el bosque se vuelve húmedo, las hormigas comienzan a nidificar en la hojarasca. Estas hormigas pueden nidificar en cavidades de ramas caídas, entre hojas o en grandes maderos caídos (Herbers 1989; Kaspari 1993b; Byrne 1994). La fracción de las especies que nidifican en la hojarasca es la más grande en los trópicos (Wilson 1959). En la hojarasca una sencilla parte de una ramita hueca puede alojar una colonia con obreras desde 10 hasta centenares; una manotada de hojas puede dar una pobre protección para una colonia y sus pupas, cubriendo varios metros cuadrados; un tronco caído grande puede contener múltiples colonias de varias especies. Para encontrar estas colonias, basta romper ramas, remover hojas o cortar el tronco caído. Si el ambiente sufre de estacionalidad fría o seca, estas colonias pueden moverse periódicamente desde la hojarasca al suelo (Herbers 1985).

En los bosques tropicales una porción substancial de la fauna local de hormigas puede encontrarse viviendo en las propias plantas, desde las plantas bajas hasta las copas de los árboles (Jeanne 1979). Algunas hormigas hacen sus nidos de material vegetal mascado. Estos “nidos de cartón” son

comunes en los trópicos donde pueden encontrarse fijados en los árboles en lo alto o en el sotobosque, debajo de las hojas (Black 1987). Hormigas como la carpintera (*Camponotus*) pueden construir una cámara de nidificación en un tronco parcialmente podrido. Finalmente, en un grupo de plantas han evolucionado cavidades y cuerpos alimenticios, para proveer cubierta y alimentación a las hormigas a cambio de protección de los herbívoros (Huxley y Cutler 1991, capítulo 10 de este libro). Sólo un pequeño subconjunto de estas plantas pueden ofrecer cavidades, que pueden usarse por especies que no se encuentran en otras partes.

## El nicho de la alimentación

La mayoría de hormigas parecen ser forrajeras oportunistas, tomando combinaciones de exudados de plantas, semillas, restos de animales vivos o muertos. Sin embargo hay una fracción de la comunidad local que es más especializada en sus hábitos alimenticios. Por ejemplo las hormigas Attini cortan partes de vegetación o coleccionan insectos muertos o sus desechos. Este material se usa como sustrato para el crecimiento de hongos, hongos que son cultivados y cosechados por estas hormigas (Weber 1972a, b).

Otras hormigas se especializan en varios grados en exudados de plantas (Tennant y Porter 1991; Tobin 1994). Estos exudados se pueden obtener directamente de los nectarios de las plantas o indirectamente por parte de los “homópteros” chupadores de savia (Huxley y Cutler 1991; capítulo 11). Teniendo en cuenta la enorme cantidad de hormigas en las copas de los árboles, crecientes evidencias sugieren que las hormigas que allí habitan lo hacen en ambientes ricos en carbohidratos y pobres en proteínas (Tobin 1994; Davidson 1997; Fernández 1998; Kaspari y Yanoviak 2000).

Muchos géneros de hormigas incluyen depredadores especializados (como *Cerapachys*, *Neivamyrmex*, *Proceratium*, *Strumigenys*, *Thaumatomyrmex*) que se alimentan de un conjunto restringido de artrópodos. Algunos de estos “especialistas” pueden tener dietas taxonómicamente limitadas, aunque se alimenten de insectos de otra forma comunes (por ejemplo, los especialistas en hormigas dentro de las hormigas legionarias *Neivamyrmex*) o si no los aparentes para el

observador casual (por ejemplo los especialistas en colémbolos dentro de *Strumigenys* y *Pyramica*).

Finalmente, las especies de hormigas de una comunidad pueden especializarse en varios grados sobre el tamaño y densidad de un recurso. Las especies con obreras grandes tienen frecuentemente acceso a un amplio espectro de tamaños de presas (Kaspari 1996c). Asimismo, así como el alimento viene en “empaques” de diferentes tamaños, las partes más grandes y ricas de alimento frecuentemente son objeto de posesión y defensa con más éxito por parte de especies con colonias grandes y agresivas (Kaspari 1993b).

## El nicho temporal

Dentro de una comunidad de hormigas, subconjuntos de éstas pueden restringir su actividad a algunos períodos del día o del año. Por ejemplo, *Prenolepis imparis*, que puede salir a buscar alimento en temperaturas cercanas a los 0°C, es una especie de bosque en Norteamérica comúnmente activa en primavera y otoño, aunque inactiva en verano (Talbot 1943; Fellers 1989).

Sobre el período de 24 horas, la misma partición de hábitat puede revelar diferentes partes de la fauna de hormigas. Por ejemplo, desiertos (Whitford y Ettershankl 1975; Bernstein 1979; Morton y Davidson 1988) y bosques tropicales (Greenslade 1972; Kaspari 1993a) tienen, frecuentemente, faunas particulares diurnas, crepusculares y nocturnas. Esta segregación probablemente surge de una combinación de tolerancias fisiológicas, interacciones competitivas y riesgos de depredación (Whitford 1978; Orr 1992). Sin embargo, la escasez de estudios nos deja sin poder hacer generalizaciones fiables para una pregunta importante en monitoreo de hormigas: ¿A qué tiempo del día coleccionar hormigas? Como una primera aproximación, comunidades de desierto (y quizás bosques tropicales) probablemente tienen la segregación entre especies más altamente desarrollada en referencia a actividad diaria. Las comunidades de desierto y zonas frías probablemente tienen las segregaciones estacionales más pronunciadas. Estudios con cebos en estos hábitats, efectuados en las épocas no apropiadas, pueden subestimar la estimación de riqueza de hormigas.

## ¿Qué regula las poblaciones de hormigas?

Una población es una colección de individuos de la misma especie que se encuentran en un área dada (por ejemplo la población de *Ectatomma ruidum* de una parcela de la Reserva Boraceia, Brasil). En esta sección se hace una breve revisión de lo que se sabe acerca de los factores que regulan las poblaciones de hormigas, esto es, factores que causan que las poblaciones se incrementen, disminuyan o estabilicen.

Los factores que regulan poblaciones pueden dividirse en dos grupos. Factores que se basan en recursos regulan las

poblaciones por control de los mismos, así como por el acceso de la colonia a dichos recursos. Factores basados en mortalidad, en contraste, son aquellos que pueden eliminar o segar partes de la colonia. Brevemente, los factores basados en recursos determinan que tan rápido puede crecer una población en un hábitat; factores basados en mortalidad determinan el *standing crop* real de una especie. Cómo estos factores actúan entre sí es un tópico de investigación en desarrollo.

## Regulación basada en recursos

Los factores basados en recursos marcan la habilidad de las colonias para crecer y reproducirse. Estos son de tres tipos: *recursos*, *condiciones* e *interacciones entre poblaciones*. Los *recursos* son ítems que se usan y gastan por parte de las colonias de hormigas (como alimento y sitios para nidos). Las *condiciones* son factores abióticos que regulan el acceso a los recursos (como temperatura y humedad). Las *interacciones entre poblaciones* describen cómo otras poblaciones en el hábitat regulan el acceso a los recursos disponibles.

A medida que los hábitats se vuelven más productivos, frecuentemente tienen mayor número de colonias de hormigas. Por ejemplo: la producción primaria neta mide la cantidad de fotosíntesis en un hábitat, en unidades de gramos de carbón fijados por metro cuadrado por año. En el continente americano, la densidad de hormigas se incrementa desde cerca de 0.03 colonias por m<sup>2</sup> en el desierto de Colorado (< 10 gC/m<sup>2</sup>/año) a cerca de 10 colonias/m<sup>2</sup> en un bosque tropical ecuatorial (> 1.000 gC/m<sup>2</sup>/año) (Kaspari *et al.* 2000b). Pero este incremento está lejos de ser uniforme. El acceso a recursos disminuye en pobres condiciones (los “estresores” de Andersen 2000) y por poblaciones de hormigas y otros insectos en competencia.

La temperatura es una condición preeminente para las poblaciones de hormigas (Brown 1973). Como taxón, las hormigas son termofílicas, “desconectándose” en invierno y evitando sombras frías (Brian y Brian 1951). Aún así, en ambientes que están fríos la mayor parte del año, como la tundra alpina, las hormigas son frecuentemente comunes ante la luz del sol (Heinze y Hölldobler 1994). Donde la mayor parte del tiempo el clima es cálido (desiertos tropicales, sabanas, bosques lluviosos), las hormigas son una parte conspicua del paisaje.

Organismos o poblaciones *compiten* por recursos cuando un individuo o población crece a expensas de otros individuos o poblaciones. Por ejemplo, así como una colonia crece, puede agotar los recursos suficientemente como para privar a otra colonia de la explotación de éstos recursos. Asimismo, si hay un número limitado de ramas huecas o plantas mirmecófilas en un bosque, cualquier colonia o población que sea la primera en entrar puede excluir a una segunda colonia o población (Davidson *et al.* 1989; Longino 1991). La competencia puede ser dentro de especies (intraespecífica) o entre especies (interespecífica). En el primer caso, las interacciones dentro de la especie regulan la población; en el otro caso, interacciones entre las especies pueden regular la comunidad. La competencia puede darse indirectamente, a través del consumo de alimento o algún otro recurso, o directamente, eliminando otras colonias. La distinción entre competencia y depredación se vuelve borrosa en las interacciones hormiga-hormiga: ¿una colonia que

elimina a su vecina, se lleva sus pupas y reservas de alimentos, está depredando a esa colonia o simplemente la está sacando de competencia?

Donde hay abundante sol (*insolación*), hay evidencias crecientes de que las colonias de hormigas compiten entre sí por recursos como nido o alimento. Estas evidencias pueden jerarquizarse en orden de creciente credibilidad como sigue a continuación.

Muchas especies de hormigas son altamente territoriales. Si las colonias agotan recursos y asesinan fundadoras en su entorno, esto puede resultar en una distribución regular de las colonias de hormigas en un paisaje homogéneo. Muchos estudios se han enfocado en estos patrones, mapeando colonias en un área y evaluando la hipótesis de si las colonias están más dispersas de lo esperado por azar. Un sumario de estas evidencias (Levings y Traniello 1981) sugiere que la territorialidad es frecuentemente, aunque no siempre, el caso. Al menos una nota de precaución para este tipo de evidencia se encuentra en Ryti y Case (1992).

La densidad y el tamaño de la colonia también pueden afectar la competencia entre hormigas. Los recursos pueden subdividirse por una población en varias formas. Todos los recursos pueden estar dominados por una única colonia grande, o pueden estar divididos entre varias colonias pequeñas. Dicho en otra forma, así como el tamaño promedio de una colonia se incrementa en un hábitat, la densidad de las colonias disminuye. Esta relación inversa entre tamaño de la colonia y densidad se observa frecuentemente en una estación. Al principio, los hábitats son colonizados por varias fundadoras, las cuales levantan nidadas que encontrarán, enfrentarán, usurparán y eliminarán otras colonias hasta que el hábitat quede con unos pocos ganadores (Ryti y Case 1988a y b; Tschinkel 1992; Adams y Tschinkel 1995). Sin embargo, este no es siempre el caso. En un estudio en hormigas de hojarasca de bosque tropical se encontró poca relación entre el tamaño de la colonia y densidad (Kaspari 1996b); los disturbios causados por la lluvia o la actividad de las hormigas legionarias son suficientes para prevenir que las colonias saturen el medio.

Si las hormigas compiten por recursos o buenas condiciones, la eliminación de una colonia podría eliminar a otra. La eliminación experimental de colonias de hormigas puede resultar un rápido uso del sitio vacante, por parte de colonias vecinas (Davidson 1980; Andersen y Patel 1994).

Si los recursos o las condiciones limitan el crecimiento de una colonia, entonces el crecimiento en la disponibilidad de recursos podría aumentar la supervivencia o reproducción de la colonia. Este éxito individual podría finalmente resultar en densidades locales altas en las poblaciones. Esto puede llevar a un experimento simple, aunque raramente realizado por ecólogos de hormigas. Estudios con adición de alimento

en desiertos cálidos han dado resultados mixtos (Ryti y Case 1988a; Munger 1992). Las hormigas de sitios cercanos a los polos pueden responder con mayor probabilidad al incremento en alimento (Deslippe y Savolainen 1994). Una razón puede deberse a que los desiertos cálidos frecuentemente implican una economía basada en semillas y estas semillas se pueden almacenar por largo tiempo. Las “hormigas cosechadoras” pueden entonces estar mejor protegidas contra disminuciones en el alimento, probablemente respondiendo sólo después de periodos prolongados de carencia de alimento. Carencias en sitios de nidificación también pueden limitar las poblaciones de hormigas. En dos comunidades neotropicales de hormigas de hojarasca, las densidades de hormigas se duplicaron con la adición de ramas de bambú, aunque un 75% de los sitios para nido permaneció desocupado (Kaspari 1996b).

Es claro que los recursos, el clima y los competidores trabajan en conjunto para regular poblaciones de hormigas (Brown 1973). Aún en medios ricos en recursos, con climas fríos y húmedos hay pocas hormigas. Un buen ejemplo lo ofrecen los bosques lluviosos templados fríos. En contraste, ambientes secos y cálidos parecen tener condiciones adecuadas para hormigas. En este caso, el número de hormigas frecuentemente parece estar dado por la lluvia, un buen predictor de la producción de semillas de las cuales se alimentan las hormigas (Morton y Davidson 1988).

## Regulación basada en mortalidad

Hay una variedad de factores que acaban las colonias de hormigas. La muerte de la reina de la colonia generalmente dicta el fin de la colonia, aunque ésta aún puede producir una última nidada de alados de los huevos existentes (o huevos puestos por las hormigas). Colonias de algunas especies con múltiples reinas pueden también adoptar una nueva reina (Tschinkel y Howard 1978).

Pero, como se ha sugerido antes, muchas de las muertes de reinas ocurren al principio de la vida de la colonia, cuando las potenciales fundadoras vuelan errantes constituyendo un alimento vulnerable y nutritivo para los depredadores, desde libélulas hasta pájaros. Aún después de lograr la fundación, muchas reinas pueden ser eliminadas por obreras errantes de colonias maduras. Las colonias maduras mueren menos fácilmente, aunque las causas de la muerte de reinas en colonias formadas no son bien conocidas, en parte por la dificultad en observación de nidos en lo alto de los árboles o en el nivel subterráneo. El clima puede jugar un papel en este aspecto. Incapaces de moverse rápidamente (una colonia grande de *Atta colombica* puede demorar 8 días en moverse; Porter y Bowers 1981), muchas especies de hormigas son susceptibles, probablemente, a la inundación de sus nidos.

Dadas sus densidades, biomasa e interacciones, las colonias de hormigas son partes conspicuas del medio. No es

sorprendente entonces que atraigan depredadores o parásitos, muchos de los cuales son también hormigas (Kistner 1982). Por ejemplo, algunas especies de hormigas son parásitos sociales. Tienen reinas que invaden nidos de especies huésped, encuentran a la reina, la eliminan y “adoptan” a las obreras de la reina para favorecer los huevos de la reina intrusa (Wilson 1984).

Las poblaciones de hormigas también pueden regularse por “cosechamiento”. Así como la poda en un jardín puede mantener a cada planta del excesivo crecimiento, los depredadores pueden agotar los recursos de una colonia eliminando obreras y regulando poblaciones de hormigas. En zonas boreales y frías algunas especies de hormigas realizan “incursiones esclavistas”, robando las pupas de otras colonias (Topoff 1990). Como lo implica el término, estas pupas son llevadas al nido de las saqueadoras, donde se desarrollarán como obreras para trabajar en las tareas de la colonia. Las especies esclavizadoras son reemplazadas (de una forma intrigante y sin explicación aún) hacia los trópicos por las hormigas legionarias, hormigas nómadas que andan en grandes incursiones que eliminan y transportan pupas (y otros artrópodos) para consumo inmediato. Hasta 20 especies de legionarias se pueden encontrar en un bosque dado en el neotrópico. Es posible que sus efectos combinados sobre la comunidad local de hormigas sean profundos (Rettenmeyer *et al.* 1983; Kaspari 1996a). Pero, ¿las hormigas esclavizadoras y las legionarias mantienen las densidades de las colonias más bajas de lo que podría ser de otra forma? Nadie ha realizado el simple experimento de remover artificialmente esclavistas o legionarias (o crear defensas alrededor de sus presas) para observar la respuesta de las especies normalmente atacadas.

Otros animales eliminan o agotan colonias de hormigas. Por ejemplo, casi cada continente tiene una serie de vertebrados (como osos hormigueros o lagartos) que consumen hormigas. Se ha mostrado en raros casos que estos depredadores regulan la distribución de sus presas (por ejemplo, cuando las hormigas-león son comunes, no lo son las hormigas; Gotelli 1993). Las colonias de hormigas también tienen sus asociados internos, incluyendo ácaros, nemátodos, arañas y escarabajos (Kistner 1982; Hölldobler y Wilson 1990). El impacto que ejercen estos asociados sobre la economía de la colonia es un misterio.

Finalmente, justamente el *riesgo* de parasitismo puede mantener a una colonia creciendo rápidamente. Trabajos recientes sobre las interacciones entre moscas Phoridae y hormigas son un ejemplo de este fenómeno. Los fóridos son unos diminutos parásitos, muchos de los cuales se especializan en un género o especie de hormigas (Brown y Feener 1991a, b; Brown 1993). Las moscas buscan a la hormiga (frecuentemente guiadas por el olor de este insecto), sobrevuelan sobre ésta y se coloca en algún lado de su cuerpo para poner un huevo (Porter *et al.* 1995a, b; Feener *et al.* 1996). La

hormiga cae atontada y eventualmente retorna a la colonia donde perece cuando el huevo de la mosca se ha desarrollado como larva, consumiendo a la hormiga como alimento.

Sin embargo, las moscas deben primero *atrapar* a las obreras. Y aquí está el asunto. Las hormigas frecuentemente corren y se esconden en presencia de los fóridos (Porter *et al.* 1995c). Esta reacción es tan profunda que interfiere con el forrajeo y quizás oscila el balance competitivo de la hormiga acechada a otras libres de la presencia o acecho del parásito (Feener 1981).

Los ecólogos de hormigas han compilado un catálogo de parásitos y depredadores, con efectos que van desde asesinar reinas hasta amenazar obreras. Sin embargo, el efecto de estos parásitos y depredadores sobre el número de colonias de hormigas en un área es algo muy desconocido. El hecho de que, por ejemplo, un lagarto consuma hormigas en un sitio determinado no significa que este vertebrado juegue un papel importante en limitar el número o tamaño de las colonias del sitio. Puesto de otra forma, no hay un solo

estudio sobre una población de hormigas (por no decir comunidad) en el cual se hayan listado todos sus depredadores, parásitos y se haya cuantificado el impacto de éstos sobre las colonias de hormigas.

## Una palabra sobre distribución en parche

Densidad, el número de colonias de hormigas por unidad de área, es una abstracción; las colonias de hormigas nunca están distribuidas uniformemente en un paisaje. En realidad, las colonias de hormigas pueden estar distribuidas por parches, un fenómeno reconocido desde antes (Wilson 1958) y que continúa fascinando a ecólogos de hormigas (Levings y Traniello 1981; Levings 1983; Kaspari 1996a, b). Por ejemplo, un parche de 1 m<sup>2</sup> de hojarasca en un bosque tropical puede tener entre 1 y 17 especies nidificando. El papel de las fuerzas (*top down* y *bottom up*) que crean esta distribución en parches y amplios patrones geográficos de diversidad son objeto de actual investigación.

## ¿Qué regula las comunidades de hormigas?

Una comunidad ecológica es una colección de especies que viven en un ambiente determinado. Muchos programas de monitoreo tienen como uno de sus objetivos la descripción de una comunidad ecológica. Los descriptores de comunidad pueden agruparse en aquellos que describen *forma, función y diversidad*. *Forma* describe el tamaño, forma y masa de una comunidad de hormigas. *Función* describe lo que hacen las hormigas en el ecosistema (qué comen, qué tanto suelo remueven, qué otras poblaciones regulan). *Diversidad* describe la composición, número y relaciones taxonómicas de las especies entre y a través de las comunidades. La forma, función y diversidad de una comunidad de forma predecible en el espacio y tiempo.

### Forma

La biomasa de una comunidad es la suma de los pesos de todas las especies. Hormigas y termitas pueden representar hasta un tercio del total de la biomasa animal en algunos bosques tropicales (Fittkau y Klinge 1973). Esta preponderancia en biomasa de hormigas es especialmente alta en las copas de los árboles, donde hasta la mitad de los individuos pueden ser hormigas (Stork y Blackburn 1993; nótese que esto es lo mismo que decir que las densidades de poblaciones de hormigas son más altas dado que la mayoría de estas hormigas son obreras de unas pocas colonias).

Todas las especies en una comunidad suman para formar una distribución de tamaño. Qué constituye “tamaño” en hormigas y otros insectos sociales es un poco complicado, las especies de hormigas tienen una distribución caracterís-

tica de tamaños de las hormigas individuales y un número característico de hormigas en una colonia. Tomadas en conjunto, las colonias de hormigas representan algunos de los insectos más grandes (Kaspari, en preparación).

El tamaño promedio de las hormigas y el número de hormigas por colonia parecen disminuir a medida que uno viaja desde los polos hacia el ecuador (Cushman *et al.* 1993; Kaspari y Vargo 1995). Las hormigas tropicales y las colonias de estas hormigas tienden a ser más pequeñas. La(s) causa(s) de este patrón, visto también en otros organismos, no es clara. Quizá tenga que ver con el incremento en el número de nidos en hojarasca en los trópicos o las adaptaciones para vivir en ambientes ricos, menos estacionales (Kaspari y Byrne 1995; Kaspari *et al.* 2000a). El tamaño pequeño, como se discutió antes, tiene costos y beneficios. Por ejemplo, las hormigas pequeñas pueden estar restringidas, en promedio, a ambientes húmedos y fríos, húmedos la mayor parte del día (Hood y Tschinkel 1990; Kaspari 1993a) dado que se pueden secar más rápidamente.

Aún dentro de las colonias las hormigas pueden variar en tamaño y forma más allá de las obvias diferencias entre obreras y formas reproductoras. Algunas veces hay castas discretas de obreras (como “mayores” y “menores”). En estos casos, una pregunta persistente en ecología de hormigas es cómo y por qué pasa esto y cómo varía la distribución de castas con el medio (Wilson 1985; Schmidt-Hempel 1992; Kaspari y Byrne 1995). Relativamente pocas especies tienen estas formas distintas: las hormigas típicamente muestran alguna variación continua en el tamaño de la casta de obrera.



Otra vez surge la pregunta si esta variación es una consecuencia natural de cambios en los suministros de alimento y demandas de energía dentro de la colonia, o si hay una “afinación fina” por parte de la colonia, permitiendo a las hormigas grandes especializarse sobre presas grandes (Rissing 1987; Wetterer 1991). Ecólogos de hormigas aún no han resuelto este asunto, en parte por la carencia de datos de cómo y cuando los recursos limitan el crecimiento de la colonia (Beshers y Traniello 1994; Kaspari y Byrne 1995).

Sin embargo, si el alimento es un recurso limitante, nosotros podemos esperar las ventajas de gran variación en tamaño de las hormigas cuando la especie tiene el medio para sí sola. En otras palabras, la variación en tamaño podría evolucionar para explotar el “espacio vacío o nicho vacío” dejado por la ausencia de otras especies. Este parece ser el caso con *Messor pergandei*, habitante del desierto al suroccidente de Norteamérica. En comunidades con pocas especies, las obreras de esta especie varían mucho en tamaño (Davidson 1978). En ambientes ricos, con grandes números de especies de hormigas, mucha de esta variación en tamaño desaparece.

## Función

Dadas su diversidad y biomasa, no sorprende que las hormigas jueguen un papel importante en el funcionamiento de los ecosistemas. Muchas de esas funciones (como dispersión de semillas) se discuten en otras partes, aquí la discusión se centra en algunas de las formas en las cuales las hormigas modelan ecosistemas como removedores de suelo, especies “clave” y, patológicamente, como especies introducidas.

Primero, las hormigas afectan en gran medida la estructura de sus ambientes como “ingenieros ecológicos”, organismos que arreglan una y otra vez el ambiente en tal manera que afectan a otros organismos (Lawton 1994). Una forma de hacer esto es la remoción y enriquecimiento del suelo; grandes colonias de hormigas pueden excavar metros de suelo en sus vidas, aireando el suelo e incorporando restos en la superficie como lo hacen las lombrices (Elmes 1991). Lesica y Kanno (1998) sugieren que ciertas formaciones en las turbas pueden ser nidos abandonados de *Formica podzolica*, con base en niveles similares y elevados de nutrientes.

Dado que las hormigas toman alimento de todo su territorio de forrajeo, pueden servir para concentrar nutrientes en los nidos. Sin embargo, este efecto puede cambiar de especie a especie. Por ejemplo, Haines (1978, 1983) ha estudiado dos especies de las hormigas cortadoras de hojas *Atta colombica* y *A. cephalotes*. Estas hormigas usan las hojas cortadas de la vegetación como sustrato para el crecimiento de hongos, los cuales son su alimento. Dado que estas colonias pueden tener millones de obreras, la disposición de desechos es un gran problema, solucionado de formas diferentes por ambas

especies. Estos hábitos, sugiere Haines, predisponen a las dos especies a tener efectos muy diferentes sobre el reciclado de nutrientes en el suelo. *Atta cephalotes* almacena sus desperdicios bajo el suelo; *Atta colombica* concentra sus desechos en pilas sobre el suelo. En el caso de *A. cephalotes* los nutrientes de los desperdicios son lixiviados profundamente en el suelo, mientras que con *A. colombica* los nutrientes quedan retenidos cerca de la superficie del suelo, quedando más accesibles para el reciclado por parte de la vegetación.

Algunas hormigas son probablemente especies clave – organismos que tienen un impacto desproporcionado sobre su comunidad (Paine 1968; Lawton 1994). Un ejemplo potencial es la hormiga legionaria *Eciton burchelli*. Las hormigas legionarias son nómadas, con centenares o miles de individuos. Estas hormigas incursionan en búsqueda de presas, especialmente artrópodos e insectos sociales. *E. burchelli* puede considerarse una especie clave por dos razones. En primer lugar, las andanzas de estas especies forman una muchedumbre de artrópodos huyendo al frente del ejército de obreras. Estos artrópodos son a su vez presa de numerosas especies de pájaros que forman bandadas mixtas y pasan sus vidas siguiendo a las hormigas legionarias y a sus asociados (Rettenmeyer 1962; Willis y Oniki 1978; Kistner 1982; Willis 1983). En segundo lugar hay alguna evidencia de que, al atacar a especies grandes de hormigas, *E. burchelli* puede abrir oportunidades para que las especies pequeñas escapen a la depredación (Franks y Bossert 1983).

El papel de las hormigas en los ecosistemas puede verse claramente cuando una hormiga introducida trastorna comunidades. Las hormigas llevadas lejos de sus ecosistemas pueden alterar los ecosistemas hacia donde son transportados. Relaciones sobre dos especies introducidas pueden ilustrar este aspecto. La “hormiga argentina”, *Linepithema humile*, es ahora común en hábitats templados del mundo (Bond y Slingsby 1984; McGlynn 1999). En África del Sur, la comunidad de plantas *fynbos* es extraordinariamente diversa. Muchas plantas de esta comunidad dependen de las hormigas nativas para dispersar sus semillas a nuevos sitios. A medida que *L. humile* invade esta región, desplaza a las especies nativas y no hace la dispersión de semillas. Como consecuencia, varias plantas de esta comunidad enfrentan el peligro de extinción local.

En América del Norte la hormiga de fuego, *Solenopsis invicta*, ha ocupado mucho del suroccidente de los EEUU. Una serie de estudios ha comenzado a crear un cuadro de una amplia alteración del ecosistema. En Texas, esta especie puede llegar al 99% de las hormigas capturadas en sitios infectados. En estos sitios, el número de especies comunes de hormigas ha declinado de un promedio de 13 a 4 y el número de otras especies de hormigas también ha bajado (Camilo y Phillips 1990; Porter y Savignano 1990). En contraste, en su nativa Brasil *S. invicta* se ha encontrado entre el 0.1 y 19%

de los cebos de hormigas, pudiendo coexistir hasta con 48 especies de hormigas (Fowler *et al.* 1990). Las densidades poblacionales en esta especie son al menos cuatro veces superiores en EEUU que en Brasil.

Estas explosiones de poblaciones de hormigas plaga, con destrucción de comunidades nativas de artrópodos se pueden ver en *Wasmannia auropunctata* en las Islas Galápagos (Clark *et al.* 1982; Lubin 1984), *L. humile* en California (Erickson 1971; Ward 1987) y varias especies exóticas en Hawai (Fluker y Beardsley 1970). Se espera que muchos biólogos puedan estudiar la ecología de las especies introducidas para poder detener o minimizar su impacto.

## Diversidad

Los estudios de diversidad documentan el número e identidad de las especies en un sitio dado. Así como desaparecen los hábitats en el mundo, las cuantificaciones cuidadosas de diversidad han tomado nueva importancia. Pero la diversidad es una de las cosas más difíciles de medir sin ambigüedades (Capítulo 12). Comparación de diversidad entre sitios demanda de protocolos estándar, al incrementarse la riqueza de especies con el tamaño de las áreas muestreadas y el tiempo empleado en colecciones (Capítulos 12 y 13, anexo 1). Aquí se revisan brevemente algunos de los mayores patrones en riqueza de especies y composición de especies en hormigas que se han descubierto hasta el momento.

El patrón más llamativo de la riqueza de especies (número de especies en un área dada en un tiempo determinado) se incrementa desde los polos hasta el ecuador. Jeanne (1979) fue el primero en estudiar esta tendencia de una forma estandarizada. Jeanne investigó la intensidad de depredación de hormigas en transectos de zonas templadas y tropicales del Nuevo Mundo. Estos se ubicaron en cinco sitios de bosque, en el norte y suroriente de EEUU, México tropical, Costa Rica y Brasil. El mismo cebo (larvas de avispas en viales abiertos) se dejaron por tiempos específicos en variedad de hábitats: bosques intactos y campos abandonados, en lo alto y bajo de los árboles. Algunas tendencias se hicieron notar. Primero, la riqueza de especies en cada hábitat se incrementó de las zonas templadas a las tropicales. Sin embargo, la riqueza se incrementó en diferentes tasas a diferentes áreas dentro de un sitio. Las hormigas arbóreas fueron todo menos ausentes en el norte, aunque con creciente proporción de la fauna de hormigas hacia los trópicos. Por contraste, los campos abandonados representaron una proporción decreciente en la riqueza de especies en comparación con los bosques.

Los gradientes latitudinales tienen muchas causas. Como se discutió antes, los ambientes tropicales son más productivos. Dado que las plantas forman la base de las pirámides tróficas, ambientes más productivos pueden soportar más hormigas y de ahí más especies. Pero, como se discutió tam-

bién antes, las hormigas son termofílicas. Como las hormigas hacen las cosas a temperaturas cálidas, la temperatura puede regular el acceso a la productividad (Brown 1973).

Puesto en esta forma, los otros patrones tienen sentido. Nidificar en árboles permite a las hormigas estar más cerca de la mayoría de la productividad del bosque: las copas de los árboles. Sin embargo, las copas carecen de la habilidad del suelo de amortiguar a la colonia de fuertes fríos. Así como la temperatura promedio se hace más benigna, se incrementa la nidificación arbórea. Asimismo, la temperatura promedio disminuye hacia los polos y la temperatura en la sombra es siempre más fría que a pleno sol. En ambientes fríos, la abundancia de hormigas y riqueza de especies puede ser proporcionalmente alta en áreas abiertas más que en sitios a la sombra de bosques maduros.

La riqueza de especies muestra otros patrones. Por ejemplo, las islas grandes tienden a tener más especies que las pequeñas (Wilson 1961; Goldstein 1975). La riqueza de especies también tiende a incrementarse, aunque frecuentemente en forma esporádica, después de que un área es objeto de perturbación. En contraste, como se señaló antes, las hormigas introducidas pueden rápidamente “simplificar” una comunidad de hormigas conduciendo muchas especies nativas a la extinción.

Aún así, quedan aún grandes enigmas en los patrones de riqueza de especies. Por ejemplo, dos estudios examinaron la correlación entre lluvia y diversidad de hormigas cosechadoras en ambientes áridos. Davidson (1977a, b), estudiando los desiertos de Norteamérica encontró una correlación positiva. Puesto que la productividad en ambientes secos está mayoritariamente limitada por la lluvia, este estudio parece apoyar la productividad como explicación para la tendencia. Sin embargo, cuando la misma técnica se aplicó en faunas de hormigas de desiertos y matorrales en Australia, no se encontró correlación (Morton y Davidson 1988). La riqueza de especies es obviamente una variable compleja modelada por un número de factores, incluyendo la historia única de cada área.

Distribuciones geográficas de las composiciones de especies se pueden ver en Brown (1973) y Ward (2000). Aquí se revisa brevemente cómo la composición de especies puede variar en formas interesantes dentro de un hábitat.

Mucha de la investigación sobre composición de especies se ha centrado sobre el papel que la competencia interespecífica juega en los arreglos de especies a través de los paisajes. Por ejemplo, en muchas comunidades de hormigas de zonas templadas hay una aparente jerarquía regular (Wilson 1971; Savolainen y Vepsäläinen 1988; Savolainen 1990; Andersen 1992). Estas jerarquías se han estandarizado de varias formas pero se reducen a dominantes y subordinadas. Las dominantes frecuentemente forman grandes colonias, con comportamiento territorial agresivo y recluta-

miento rápido de alimento. La diversidad y densidad de hormigas es frecuentemente baja alrededor de las especies dominantes. Las especies subordinadas frecuentemente forman colonias pequeñas, con baja capacidad de reclutamiento y se encuentran en la periferia de los territorios controlados por las dominantes. Este patrón es excepcionalmente pronunciado en los hábitats boreal y templado al norte, desiertos áridos y matorrales en Australia y en comunidades simples (Hölldobler y Wilson 1990). Un fenómeno similar puede verse en las copas de los árboles, donde unas pocas especies están dispersas en mosaico, constituyendo hasta el 95% de la biomasa y/o número de hormigas (Majer 1976; Blackburn *et al.* 1990; Adams 1994; Tobin 1997).

Esta jerarquía de dominancias no es universal en las hormigas. En la hojarasca tropical, las especies muestran pocas correlaciones fuertes positivas o negativas en abundancia predichas por fuerte competencia interespecífica por las dominantes (Kaspari 1996b). Esta puede deberse a varios factores. Las colonias de hojarasca nunca alcanzan un tamaño que les permita dominar a sus vecinas. Los nidos en hojarasca presentan descomposición que previenen establecimiento en un territorio grande, estable (Yanoviak y Kaspari 2000). Por otro lado, las hormigas de las copas de los árboles forman “islas” con troncos asequibles, defendibles, que conectan con las copas fron-

dosas arriba (Hölldobler y Lumsden 1980). Una única colonia puede así monopolizar árboles y mantener a raya otras especies (Hölldobler 1983; Adams 1994). Un fenómeno similar, en pequeña escala, se encuentra en las plantas mirmecófilas del sotobosque (Davidson *et al.* 1988, 1989).

Las jerarquías de dominancia pueden silenciarse cuando los depredadores disminuyen la habilidad de las dominantes para monopolizar recursos. En un estudio clásico Feener (1981) estudió dos especies de hormigas (*Solenopsis texana* y *Pheidole dentata*) con la mosca parásita *Apocephalus* (Phoridae). Las *Pheidole* tienen soldados de grandes cabezas que son reclutados hacia ricas fuentes de alimento. Estos soldados son víctimas favoritas de las moscas. Como consecuencia, en presencia de las moscas los soldados de *Pheidole* huyen despavoridos, dejando las colonias “desemparejadas” en estas fuentes de alimento, en comparación con *Solenopsis*. Entonces el fórido puede inclinar la balanza en la competencia entre estas dos especies de hormigas comunes y conspicuas en las hojarascas de Texas.

En suma, aunque la competencia interespecífica puede jugar un papel importante en modelar los patrones de composición de especies, no significa que esto sea común en todas partes. Sus efectos están modificados por factores como la arquitectura del medio y la presencia de depredadores.

## Preguntas abiertas en ecología de hormigas

Este capítulo ha presentado un vistazo al estado de conocimiento en ecología de hormigas. Como se ha señalado, quedan grandes lagunas en nuestro entendimiento de estos importantes insectos. Siguen sólo algunas de esas preguntas sin respuesta.

*¿Qué elimina colonias adultas?* Sabemos que la mayoría de colonias mueren en el estadio de fundación. ¿Pero cómo factores abióticos (como inundaciones, sequías, fríos) y bióticos (como hormigas legionarias, esclavistas, parásitos, virus, depredadores) se combinan para acabar con colonias que han alcanzado la madurez?

*¿Cuáles son los impactos y posibles medios de control, de las especies introducidas?* Dondequiera que se hayan estudiado, las hormigas introducidas como la hormiga importada de fuego o la hormiga argentina han alterado ecosistemas. ¿Qué regula la expansión y distribución final de las hormigas importadas? ¿Sus efectos disminuyen con el tiempo? ¿Puede introducirse un biocontrol seguro?

*¿Cómo los sistemas de apareamiento influyen las interacciones?* ¿Bajo qué circunstancias las colonias grandes, con múltiples reinas, evolucionan y ocupan paisajes (Davidson 1998; Holway *et al.* 1998)? ¿Por qué no son más comunes?

*¿Qué hacen las hormigas subterráneas, de hojarasca y de las copas de los árboles?* Estas son partes integrales de los ensamblajes de hormigas, pero su difícil acceso ha evitado extensos estudios. ¿Es su biología fundamentalmente diferente de las hormigas que nidifican en el suelo, las cuales se han estudiado más extensamente?

*¿Qué factores regulan las poblaciones de hormigas?* ¿Cómo se combinan recursos y mortalidad para determinar tendencias poblacionales a largo plazo en hormigas? ¿Cómo puede diferir esta respuesta si vamos de las regiones boreales a tropicales y de desiertos a praderas? ¿Difieren las respuestas fundamentalmente entre regiones (como Australia, Asia, Suramérica) con diferentes historias y taxonomías?

*¿Qué tan intercambiables son las especies?* Sorprendentemente, es muy poco lo que sabemos de historia natural de muchas hormigas, especialmente tropicales. En comunidades ricas en especies ¿qué tanto de las 30 o más especies de *Pheidole* o *Camponotus* hacen lo mismo? ¿Qué papeles juegan las hormigas en los ecosistemas?

*¿Cómo los cambios ambientales (cambios en clima, destrucción de hábitat) se reflejan en cambios en abundancia y diversidad de hormigas?* ¿Son las hormigas indicadores sensitivos de cambios ambientales? ¿O sus estilos de vida las amortiguan contra cambios antropogénicos?

## Consejos para trabajo de campo

Uno nunca desea hacer estragos en las poblaciones más allá de lo necesario para satisfacer las necesidades de un estudio científico. Afortunadamente, coleccionar obreras de colonias grandes es como cortar o podar un arbusto o extraer unas cuantas células de la piel: por lo general uno deja la colonia (reina y obreras) poco alterada detrás de sí.

Escoja un periodo de colección que maximice la actividad de las hormigas, típicamente uno donde las temperaturas sean altas y las lluvias abundantes. Las comunidades de desierto y trópico frecuentemente son más activas durante la estación húmeda. En las zonas templadas el comienzo de verano es un buen tiempo. En los climas mediterráneos, donde más llueve en invierno y es más cálido en verano, puede ser mejor coleccionar en primavera. Evite coleccionar cuando hay agua presente en abundancia o la vegetación está mojada. Esto frena la actividad de hormigas, especialmente de las pequeñas.

Sea cuidadoso con el manejo de cebos, trampas de caída y cualquier cosa que pueda estar en contacto con las hormigas. Evite perfumes, colonias y repelentes.

Si un objetivo es hacer monitoreo de densidades de colonias, no se deben contar más de una entrada en nidos con múltiples entradas. Para evitar errores en este sobreconteo, se pueden ignorar nidos de la misma especie a una distancia dada (como un metro). También se pueden hacer “experimentos de trasplante”: si una hormiga puesta en una entrada de un nido es atacada vigorosamente, es probable que se trate de una hormiga de otra colonia.

Si va a usar cebos en sus protocolos, use pequeños, que sean difíciles de monopolizar por colonias grandes, agresivas. Por ejemplo, pedacitos de galletas (hechas de harina, azúcar, huevos y nueces) atraen la mayor variedad de hormigas, en comparación de mantequilla de maní, atún y agua azucarada. Aún las hormigas cortadoras de hojas (*Attini*) y algunas *Dacetini* cazadoras de colémbolos (*Strumigenys*, *Pyramica*) se detienen para llevarse migajas de esas galletas. En el oscuro suelo de un bosque tropical un investigador puede ver la migaja moviéndose sobre el suelo antes de ver la hormiga.

Si es posible, expanda su esfuerzo de colección a lo largo del día. Una forma de hacer esto es usar técnicas de trampas pasivas como trampas de caída (*pitfall*).

La distribución en parche es un problema cuando se está ensamblando un programa de monitoreo. Las densidades de hormigas pueden variar mucho de un metro cuadrado a otro o de un valle a otro, por lo cual es importante determinar cuadrados de muestreo al azar y cuantos sean posibles para cubrir esta variabilidad.

En resumen, la ecología de hormigas, pequeñas, sésiles, coloniales, organismos quimiosensoriales, difiere básicamente de la de los vertebrados y de ahí de nuestro propio mundo. El impacto de las hormigas en los ecosistemas es profundo y su presencia es ubicua. Por estas razones es una buena decisión incluir hormigas en las listas de taxa para programas de monitoreo. Una cuidadosa consideración de la historia de vida de las hormigas, durante la fase de diseño, puede maximizar los dividendos de esta inversión.

## Literatura citada

- Adams, E. S. 1994. Territory defense by the ant *Azteca trigona*: Maintenance of an arboreal ant mosaic. *Oecologia* 97:202-208.
- Adams, E. y W. Tschinkel. 1995. Density-dependent competition in fire ants: Effects on colony survivorship and size variation. *Journal of Animal Ecology* 64:315-324.
- Agosti, D., J. D. Majer, L. E. Alonso y T. R. Schultz (eds). 2000. *Ants: Standard Methods for Measuring and Monitoring Biodiversity*. x + 280 pp. Smithsonian Institution Press.
- Alexander, R. D. 1974. The evolution of social behavior. *Annual Review of Ecology and Systematics* 5:325-383.
- Allen, C., R. Lutz y S. Demarais. 1995. Red imported fire ants impacts on northern bobwhite populations. *Ecological Applications* 5:632-638.
- Andersen, A. N. 1991. Parallels between ants and plants: Implications for community ecology pp.539-558 in: C. R. Huxley y D. F. Cutler, eds., *Ant-Plant Interactions*. Oxford University Press, Oxford.
- Andersen, A. N. 1992. The rainforest ant fauna of the northern Kimberley region of Western Australia (Hymenoptera: Formicidae). *Journal of the Australian Entomological Society* 31:187-192.
- Andersen, A. N. 2000. A Global Ecology of Rainforest Ants: Functional groups in relation to environmental stress and disturbance, pp.25-34 in D. Agosti, J. D. Majer, L. E. Alonso y T. R. Schultz, eds., *Ants: Standard Methods for Measuring and Monitoring Biodiversity*. Smithsonian Institution Press.
- Andersen, A. N. y A. D. Patel. 1994. Meat ants as dominant members of Australian ant communities: An experimental test of their influence on the foraging success and forager abundance of other species. *Oecologia* 98:15-24.
- Bernstein, R. A. 1979. Schedules of foraging activity in species of ants. *Journal of Animal Ecology* 48:921-930.
- Beshers, S. y J. Traniello. 1994. The adaptiveness of worker demography in the attine ant *Trachymyrmex septentrionalis*. *Ecology* 75:763-775.

- Black, R. W. 1987. The biology of leaf nesting ants in a tropical wet forest. *Biotropica* 19:319-325.
- Blackburn, T., P. Harvey y M. Pagel. 1990. Species number, population density and body size relationships in natural communities. *Journal of Animal Ecology* 59:335-345.
- Bond, W. y P. Slingsby. 1984. Collapse of ant-plant mutualism: The argentine ant (*Iridomyrmex humilis*) and myrmecochorous proteaceae. *Ecology* 65:1031-1037.
- Brian, M. V. y A. D. Brian. 1951. Insolation and ant populations in the west of Scotland. *Transactions of the Royal Entomological Society of London* 102:303-330.
- Brown, B. V. 1993. Taxonomy and preliminary phylogeny of the parasitic genus *Apocephalus*, subgenus *Mesophora* (Diptera: Phoridae). *Systematic Entomology* 18:191-230.
- Brown, B. V. y D. H. Feener. 1991a. Behavior and host location cues of *Apocephalus paraponerae* (Diptera: Phoridae), a parasitoid of the giant tropical ant, *Paraponera clavata* (Hymenoptera: Formicidae). *Biotropica* 23:182-187.
- Brown, B. V. y D. H. Feener. 1991b. Life history parameters and description of the larva of *Apocephalus paraponerae* (Diptera: Phoridae), a parasitoid of the giant tropical ant, *Paraponera clavata* (Hymenoptera: Formicidae). *Journal of Natural History* 25:221-231.
- Brown, W. L. Jr. 1973. A comparison of the Hylean and Congo West African rain forest ant faunas, pp.161-185 in: B. J. Meggers, E. S. Ayensu y W. D. Duckworth, eds., *Tropical Forest Ecosystems in Africa and South America: A comparative review* Smithsonian Institution Press, Washington D.C.
- Byrne, M. M. 1994. Ecology of twig-dwelling ants in a wet lowland tropical forest. *Biotropica* 26:61-72.
- Camilo, G. R. y S. A. Philips. 1990. Evolution of ant communities in response to invasion by the fire ant *Solenopsis invicta*, pp.190-198 in: R. K. Vander Meer, K. Jaffé y A. Cedeno, eds., *Applied Myrmecology: A World Perspective* Westview Press, Boulder.
- Clark, D. B., C. Guayasamín, O. Pazmiño, C. Donoso y Y. Páez de Villacís. 1982. The tramp ant *Wasmannia auropunctata*: Autecology and effects on ant diversity and distribution on Santa Cruz Island. Galápagos *Biotropica* 14:196-207.
- Cushman, J. H., J. H. Lawton y B. F. J. Manly. 1993. Latitudinal patterns in European ants assemblages: Variation in species richness and body size. *Oecologia* 95:30-37.
- Davidson, D. W. 1977a. Species diversity and community organization in desert seed-eating ants. *Ecology* 58:711-724.
- Davidson, D. W. 1977b. Foraging ecology and community organization in desert seed-eating ants. *Ecology* 58:725-737.
- Davidson, D. W. 1978. Size variability in the worker caste of a social insect (*Veromessor pergandei* Mayr) as a function of the competitive environment. *American Naturalist* 112:253-532.
- Davidson, D. W. 1980. Some consequences of diffuse competition in a desert ant community. *American Naturalist* 116:92-105.
- Davidson, D. W. 1997. The role of resource imbalances in the evolutionary ecology of tropical arboreal ants. *Biological Journal of the Linnean Society* 61:153-181.
- Davidson, D. W. 1998. Resource discovery versus resource domination in ants: A functional mechanism for breaking the tradeoff. *Ecological Entomology* 23:484-490.
- Davidson, D. W., J. T. Longino y R. R. Snelling. 1988. Pruning of host ant neighbors by ants: An experimental approach. *Ecology* 69:801-808.
- Davidson, D. W., R. R. Snelling y J. T. Longino. 1989. Competition among ants for myrmecophytes and the significance of plant trichomes. *Biotropica* 21:64-73.
- Deslippe, R. J. y R. Savolainen. 1994. Role of food supply in structuring a population of *Formica* ants. *Journal of Animal Ecology* 63:756-764.
- Elmes, G. W. 1991. Ant colonies and environmental disturbance, pp.15-32 in: P. S. y A. Meadows, eds., *Environmental Impact of Burrowing Animals and Animal Burrows*. Clarendon Press, Oxford.
- Erickson, J. M. 1971. The displacement of native ant species by the introduced Argentine ant *Iridomyrmex humilis* Mayr. *Psyche* 78:257-266.
- Feener, D. H. Jr. 1981. Competition between ant species: Outcome controlled by parasitic flies. *Science* 214:815-817.
- Feener, D. H. Jr., L. F. Jacobs y J. O. Schmidt. 1996. Specialized parasitoid attracted to a pheromone of ants. *Animal Behavior* 51:61-66.
- Fellers, J. H. 1989. Daily and seasonal activity in woodlands ants. *Oecologia* 78:69-76.
- Fernández, F. 1998. ¿Por qué hay tantas hormigas en los árboles?. *Innovación y Ciencia* 7(2):42-51.
- Fittkau, E. J. y H. Klinge. 1973. On biomass and trophic structure of the Central Amazonian rain forest ecosystem. *Biotropica* 5:2-14.
- Fluker, S. S. y J. W. Beardsley. 1970. Sympatric associations of three ants: *Iridomyrmex humilis*, *Pheidole megacephala*, and *Anoplolepis longiceps* in Hawaii. *Annals of the Entomological Society of America* 63:1290-1296.
- Fowler, H. G., J. V. E. Bernardi y L. F. T. di Romagnano. 1990. Community structure and *Solenopsis invicta* in São Paulo, pp.199-207 in: R. K. Vander Meer, K. Jaffé y A. Cedeno, eds., *Applied Myrmecology: A World Perspective* Westview Press, Boulder.
- Franks, N. R. y W. H. Bossert. 1983. The influence of swarm raiding army ants on the patchiness and diversity of a tropical leaf-litter ant community, pp.151-163 in: S. L. Sutton, T. C. Whitmore y A. C. Chadwick, eds., *Tropical Rain Forest: Ecology and Management* Blackwell, Oxford.
- Goldstein, E. L. 1975. Island biogeography of ants. *Evolution* 29:750-762.

- Gotelli, N. J. 1993. Ant lion zones: Causes of high-density predator aggregations. *Ecology* 74:226-237.
- Greenslade, P. J. M. 1972. Comparative ecology of four tropical ant species. *Insectes Sociaux* 19:195-212.
- Haines, B. L. 1978. Element and energy flows through colonies of the leaf-cutting ant, *Atta columbica*, in Panamá. *Biotropica* 10:270-277.
- Haines, B. L. 1983. Leaf cutting-ants bleed mineral elements out of rainforest in southern Venezuela. *Tropical Ecology* 24:85-93.
- Hamilton, D. H. 1964. The genetical evolution of social behavior I. *Journal of Theoretical Biology* 7:1-16.
- Hamilton, D. H. 1972. Altruism and related phenomena, mainly in social insects. *Annual Review of Ecology and Systematics* 3:193-232.
- Heinze, J. y B. Hölldobler. 1994. Ants in the cold. *Memorabilia Zoologica* 48:99-108.
- Herbers, J. M. 1985. Seasonal structuring of a north temperate ant community. *Insectes Sociaux* 32:224-240.
- Herbers, J. M. 1989. Community structure in north temperate ants: Temporal and spatial variation. *Oecologia* 81:201-211.
- Hölldobler, B. 1983. Territorial behavior in the green ant (*Oecophylla smaragdina*). *Biotropica* 15:241-250.
- Hölldobler, B. y C. J. Lumsden. 1980. Territorial strategies in ants. *Science* 210:732-739.
- Hölldobler, B. y E. O. Wilson. 1977. The number of queens: an important trait in ant evolution. *Naturwissenschaften* 64:8-15.
- Hölldobler, B. y E. O. Wilson. 1990. *The Ants* Harvard University Press, Cambridge, 732 pp.
- Hood, W. G. y W. R. Tschinkel. 1990. Dessiccation resistance in arboreal and terrestrial ants. *Physiological Entomology* 15:23-35.
- Huxley, C. R. y D. F. Cutler, eds. 1991. *Ant-Plant Interactions* Oxford University Press, Oxford.
- Jeanne, R. L. 1979. A latitudinal gradient in rates of ant predation. *Ecology* 60:1211-1224.
- Johnson, R. A. 1992. Soil texture as an influence on the distribution of the desert seed-harvest ants *Pogonomyrmex rugosus* and *Messor pergandei*. *Oecologia* 89:118-124.
- Kaspari, M. 1993a. Body size and microclimate use in Neotropical granivorous ants. *Oecologia* 96:500-507.
- Kaspari, M. 1993b. Removal of seeds from Neotropical frugivore droppings. *Oecologia* 95:81-99.
- Kaspari, M. 1996a. Litter ant patchiness at the 1 m<sup>2</sup> scale: Disturbance dynamics in three Neotropical forests. *Oecologia* 107:265-273.
- Kaspari, M. 1996b. Testing resource-based models of patchiness in four Neotropical litter ant assemblages. *Oikos* 76:443-454.
- Kaspari, M. 1996c. Worker size and seed size selection by harvester ants in a Neotropical forest. *Oecologia* 105:397-404.
- Kaspari, M. y M. Byrne. 1995. Caste allocation in litter *Pheidole*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 37:255-263.
- Kaspari, M. y E. L. Vargo. 1995. Colony size as a buffer against seasonality: Bergmann's rule in social insects. *American Naturalists* 145:610-632.
- Kaspari, M. y M. Weiser. 1999. The size-grain hypothesis and interspecific scaling in ants. *Functional Ecology* 13:530-538.
- Kaspari, M., L. Alonso y S. O'Donnell. 2000a. Three energy variables predict ant abundance at a geographic scale. *Proceedings of the Royal Society B* 267:485-490.
- Kaspari, M., S. O'Donnell y J. Kercher. 2000b. Energy, density, and constraints to species richness: Studies of ant assemblages along a productivity gradient. *American Naturalist* 155:280-293.
- Kaspari, M. y S. P. Yanoviak. 2000c. Bait use in tropical litter and canopy ants – evidence for differences in nutrition limitation. *Biotropica* 33(1):207-211.
- Kaspari, M., S. O'Donnell y J. Kercher. 2000. Energy, density, and constraints to species richness: Studies of ant assemblages along a productivity gradient. *American Naturalist* 155:280-293.
- Kistner, D. H. 1982. The Social Insects' Bestiary, pp.1-244 in: H. R. Hermann, ed., *Social Insects* Vol 3. Academic Press, New York.
- Lawton, J. 1994. What do species do in ecosystems? *Oikos* 71:364-374.
- Lesica, P. y P. Kanno. 1998. Ants create hummocks and alter structure and vegetation of a mountain fen. *American Midland Naturalist* 139:58-68.
- Lévieux, J. 1976. Étude de la structure du nid de quelques espèces terrioles de fourmis tropicales. *Annales de l'Université d'Abidjan, Serie C: Sciences* 12:23-33.
- Lévieux, J. 1983. The soil fauna of tropical savannas IV The ants, pp.525-540 in: F. Bourlière, ed., *Tropical Savannas: Ecosystems of the World* Elsevier, Amsterdam.
- Levings, S. 1983. Seasonal, annual and among-site variation in the ground ant community of a deciduous tropical forest: Some causes of patchy species distribution. *Ecological Monographs* 53:435-455.
- Levings, S. y J. F. A. Traniello. 1981. Territoriality, nest dispersion, and community structure in ants. *Psyche* 88:265-319.
- Longino, J. T. 1991. *Azteca* ants in *Cecropia* trees: Taxonomy, colony structure, and behavior, pp.271-288 in: C. R. Huxley y F. D. Cutler, eds., *Ant-Plant Interactions* Oxford University Press, Oxford.
- Lubin, Y. D. 1984. Changes in the native ant fauna of the Galápagos Islands following invasion by the little red fire ant, *Wasmannia auropunctata*. *Biological Journal of the Linnean Society* 21:229-242.
- Majer, J. D. 1976. The maintenance of the ant mosaic in Ghana cocoa farms. *Journal of Applied Ecology* 13:123-144.
- McGlynn, T. P. 1999. The worldwide transfer of ants: geographical distribution and ecological invasions. *Journal of Biogeography* 26:535-548.

- Morton, S. R. and D. W. Davidson. 1988. Comparative structure of harvester ants communities in arid Australia and North America. *Ecological Monographs* 58:19-38.
- Munger, J. C. 1992. Reproductive potential of colonies of desert harvester ants (*Pogonomyrmex desertorum*): effects of predation and food. *Oecologia* 90:276-282.
- Orr, M. R. 1992. Parasitic flies (Diptera: Phoridae) influence foraging rhythms and caste division of labor in the leaf-cutter ant *Atta cephalotes* (Hymenoptera: Formicidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 30:395-402.
- Paine, R. 1968. A note on trophic complexity and community stability. *American Naturalist* 102:91-93.
- Peeters, C. 1991. The occurrence of sexual reproduction among ant workers. *Biological Journal of the Linnean Society* 44:141-152.
- Porter, S. D. y M. A. Bowers. 1981. Emigration of an *Atta* colony. *Biotropica* 12:232.
- Porter, S. D. y D. A. Savignano. 1990. Invasion of polygyne fire ants decimates native ants and disrupt arthropod community. *Ecology* 71:2095-2106.
- Porter, S. D., H. G. Fowler y W. P. MacKay. 1992. Fire ant mound densities in the United States and Brazil (Hymenoptera: Formicidae). *Journal of Economic Entomology* 85:1154-1161.
- Porter, S. D., H. G. Fowler, S. Campiolo y M. A. Pesquero. 1995a. Host specificity of several *Pseudacteon* (Diptera: Phoridae) parasites of fire ants (Hymenoptera: Formicidae) in South America. *Florida Entomologist* 78:70-75.
- Porter, S. D., M. A. Pesquero, S. Campiolo y H. G. Fowler. 1995b. Growth and development of *Pseudacteon* phorid fly maggots (Diptera: Phoridae) in the heads of *Solenopsis* fire ant workers (Hymenoptera: Formicidae). *Environmental Entomology* 24:475-479.
- Porter, S. D., R. K. Vander Meer, M. A. Pesquero, S. Campiolo y H. G. Fowler. 1995c. *Solenopsis* (Hymenoptera: Formicidae) fire ant reactions to attacks of pseudacteon flies (Diptera: Phoridae) in southeastern Brazil. *Annals of the Entomological Society of America* 88:570-575.
- Rettenmeyer, C. W. 1962. The diversity of arthropods found with Neotropical army ants and observations on the behavior of representative species. *Proceedings of the North Central Branch of the Entomological Society of America* 17:14-15.
- Rettenmeyer, C. W., R. Chadab Crepet, M. G. Naumann y L. Morales. 1983. Comparative foraging by Neotropical army ants, pp.59-73 in: P. Jaisson, ed., *Social Insects in the Tropics* Université Paris-Nord, Paris.
- Rissing, S. W. 1987. Annual cycles in worker size of the seed-harvester ant *Veromessor pergandei* (Hymenoptera: Formicidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 20:117-124.
- Ryti, R. T. y T. J. Case. 1988a. Field experiments on desert ants: Testing for competition between colonies. *Ecology* 69:1993-2003.
- Ryti, R. T. y T. J. Case. 1988b. The regeneration niche of desert ants: Effects of established colonies. *Oecologia* 75:303-306.
- Ryti, R. T. y T. J. Case. 1992. The role of neighborhood competition in the spacing and diversity of ant communities. *American Naturalist* 139:355-374.
- Savolainen, R. 1990. Colony success of the submissive ant *Formica fusca* within territories of the dominant *Formica polyctena*. *Ecological Entomology* 15:79-85.
- Savolainen, R. y K. Vepsäläinen. 1988. A competition hierarchy among boreal ants: Impact on resource partitioning and community structure. *Oikos* 15:135-155.
- Schmidt-Hempel, P. 1992. Worker castes and adaptive demography. *Journal of Evolutionary Biology* 5:1-12.
- Schumacher, A. y W. G. Whitford. 1976. Spatial and temporal variation in Chihuahuan desert ant faunas. *Southwestern Naturalist* 21:1-8.
- Smallwood, J. 1982. Nest relocation in ants. *Insectes Sociaux* 29:138-147.
- Stork, N. E. y T. M. Blackburn. 1993. Abundance, body size and biomass of arthropods in tropical forest. *Oikos* 67:483-489.
- Sudd, J. H. y N. R. Franks. 1987. *The Behavioral Ecology of Ants*. Blackwell, Glasgow.
- Taber, S. W. 2000. *Fire Ants*. Texas University Press, College Station.
- Talbot, M. 1943. Population studies of the ant *Prenolepis imparis* Say. *Ecology* 24:31-44.
- Tennant, L. E. y S. D. Porter. 1991. Comparison of diets of two fire ants species (Hymenoptera: Formicidae): Solid and liquid components. *Journal of Entomological Science* 26:450-465.
- Tobin, J. 1994. Ants as primary consumers: Diet and abundance in the Formicidae, pp. 297-307 in: J. H. Hunt y C. A. Napela, eds., *Nourishment and Evolution in Insect Societies* Westview Press, Boulder.
- Tobin, J. 1997. Competition and coexistence of ants in a small patch of rainforest canopy in peruvian Amazonia. *Journal of the New York Entomological Society* 105:105-112.
- Topoff, H. 1990. Slave making in ants. *American Scientist* 78:520-528.
- Trivers, R. L. y H. Hare. 1976. Haplodiploidy and the evolution of the social insects. *Science* 191:249-263.
- Tschinkel, W. R. 1991. Insect sociometry, a field in search of data. *Insectes Sociaux* 38:77-82.
- Tschinkel, W. R. 1992. Brood raiding and the population dynamics of founding and incipient colonies of the fire ant, *Solenopsis invicta*. *Ecological Entomology* 17:179-188.
- Tschinkel, W. R. 1993. Sociometry and sociogenesis of colonies of the fire ant *Solenopsis invicta* during one annual cycle. *Ecological Monographs* 63:425-457.
- Tschinkel, W. R. y D. F. Howard. 1978. Queen replacement in orphaned colonies of the fire ant, *Solenopsis invicta*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 3:297-310.

- Vander Meer, R. y L. Alonso. 1998. Pheromone directed behavior in ants, pp.159-192 in: R. Vander Meer, M. Breed, M. Winston y K. Espelie, eds., *Pheromone communication in Social Insects*. Westview Press, Boulder.
- Ward, P. S. 1987. Distribution of the introduced argentine ant (*Iridomyrmex humilis*) in natural habitats of the Lowe Sacramento Valley and its effects on the indigenous ant fauna. *Hilgardia* 55:1-16.
- Ward, P. S. 2000. Broad-scale patterns of diversity in leaf litter ant communities, pp.99-121 in D. Agosti, J. D. Majer, L. E. Alonso y T. R. Schultz, eds., *Ants: Standard Methods for Measuring and Monitoring Biodiversity*. Smithsonian Institution Press. Washington D.C.
- Weber, N. A. 1972a. The Attines: The fungus culturing ants. *American Scientist* 60:448-456.
- Weber, N. A. 1972b. *Gardening Ants: The Attines*. American Philosophical Society, Philadelphia.
- Wetterer, J. K. 1991. Allometry and the geometry of leaf-cutting ants in *Atta cephalotes*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 29:347-351.
- Whitcomb, W. H., A. Bhatkar y J. C. Nickerson. 1973. Predators of *Solenopsis invicta* queens prior to successful colony establishment. *Environmental Entomology* 2:1101-1103.
- Whitford, W. G. 1978. Structure and seasonal activity of Chihuahua desert ant communities. *Insectes Sociaux* 25:79-88.
- Whitford, W. G. y G. Ettershank. 1975. Factors affecting foraging activity in Chihuahuan desert harvester ants. *Environmental Entomology* 4:689-696.
- Williams, D. F. 1994. *Exotic ants: Biology, impact. And control of introduced species*. Westview Press, Boulder.
- Willis, E. O. 1983. A study of ant-following birds of northeastern. *Brazil Research Reports of the National Geographic Society* 15:745-748.
- Willis, E. O. y Y. Oniki. 1978. Birds and army ants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 9:243-263.
- Wilson, E. O. 1958. Patchy distributions of ants species in New Guinea rain forests. *Psyche* 65:26-38.
- Wilson, E. O. 1959. Some ecological characteristics of ants in New Guinea rain forests. *Ecology* 40:437-447.
- Wilson, E. O. 1961. The nature of the taxon cycle in the Melanesian ant fauna. *American Naturalist* 95:169-193.
- Wilson, E. O. 1971. *The Insect Societies* Harvard University Press, Cambridge.
- Wilson, E. O. 1984. Tropical species parasites in the ant genus *Pheidole*, with an analysis of the anatomical parasitic syndrome (Hymenoptera: Formicidae). *Insectes Sociaux* 31:316-334.
- Wilson, E. O. 1985. The principle sof caste evolution. *Fortschritte der Zoologie* 31:307-324.
- Wilson, E. O. 1993. *The Diversity of Life*. W.W. Norton, New York.
- Yanoviak, S. P. y M. Kaspari. 2000. Community structure and the habitat templet: ants in the tropical forest canopy and litter. *Oikos* 89:259-266.